BULLETIN

DU

MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

ANNÉE 1951. — N° 3.

384e RÉUNION DES NATURALISTES DU MUSÉUM

26 avril 1951

PRÉSIDENCE DE M. LE PROFESSEUR J. BERLIOZ

COMMUNICATIONS

Un corollaire important de la Loi de Baillarger sur la gyrencéphalie

Par J. Anthony.

On est parvenu depuis quelques décades à systématiser la distribution des plissements cérébraux chez presque tous les Mammifères, à préciser leurs homologies et à suivre le développement ontogénique de la majorité d'entre eux. Il peut sembler paradoxal que l'on soit bien moins renseigné pour l'instant sur les causes diverses qui en déterminent l'apparition et l'orientation. Non pas que les causes certaines, ni la plupart des causes probables, aient échappé aux anatomistes ; on les trouve énoncées dans de nombreux travaux. La difficulté vient plutôt de leur classification délicate et plus encore des modalités de leur succession dans le temps. Habituellement, une influence donnée n'agit pas de manière indépendante. Suscitée par une ou plusieurs influences antérieures, elle se manifeste d'abord en tant qu'effet ; puis elle devient cause déterminante à son tour. Ainsi s'établissent durant le développement, des suites de faits qui, de l'un à l'autre, se conditionnent. Ce sont ces enchaînements qu'il importe de connaître pour comprendre les multiples

aspects de la gyrencéphalie. Il convient donc de déceler les grands facteurs morphogénétiques dans leurs effets immédiats, de passer ensuite aux conséquences de second ordre qu'ils produisent, jusqu'à en venir de proche en proche à l'explication des dispositions de détail : l'allure d'une circonvolution ou d'un groupe restreint d'anfractuosités.

Il s'agit là d'un déroulement toujours malaisé à saisir. Car maintes fois des influences entrent en jeu de façon simultanée sur des territoires voisins. Il leur arrive fréquemment, comme au cours de la croissance des Primates, de devenir même antagonistes à un moment quelconque. Elles finissent alors par s'affronter aux limites des régions qu'elles façonnent, et les conduisent à se chevaucher ou à s'interpénétrer dans une intrication déconcertante. Pierre Gratiolet, puis Paul Broca avaient autrefois entrepris l'analyse de ces remaniements corticaux. A partir de 1888, quand Sir William Turner découvrit la clef des homologies entre le néopallium des non-Primates et celui des Primates, l'attention des auteurs a été spécialement retenue par l'examen du phénomène dont il venait de pressentir le mécanisme : l'operculisation du lobe de l'insula, qui retentit sur la morphologie de nombreuses circonvolutions. F. Marchand, M. Holl, G. Elliot Smith, R. Anthony et A. S. de Santa Maria, entre les principaux, y ont attaché leur nom. La présente contribution à la connaissance de la gyrencéphalie vise à montrer que l'involution de l'insula se relie directement à une loi générale et que son déclenchement, dû au mode de croissance très spécial du cerveau, est absolument étranger à l'action des facteurs intrinsèques.

*
* *

La loi de l'anatomiste français Baillarger représente la première explication théorique de la formation des circonvolutions cérébrales qui ait été formulée. Baillarger est plusieurs fois revenu sur ce sujet, de 1845 à 1872. Pour lui, la gyrencéphalie se déduit simplement de la loi géométrique régissant la similitude des solides. « Les volumes des corps semblables, rappelle-t-il, sont entre eux comme les cubes de leurs diamètres, tandis que leurs surfaces sont entre elles comme les carrés de ces diamètres. En d'autres termes, pour des solides semblables, la surface est d'autant moindre par rapport à la masse, que le solide est plus volumineux... C'est évidemment pour compenser cette perte proportionnelle de surface que les cerveaux les plus volumineux ont les circonvolutions les plus nombreuses et les plus profondes » (1861). Broca développe un peu plus tard (1878) la pensée de Baillarger : « Etant donnés deux animaux très analogues entre eux par leurs autres caractères, mais de taille très inégale, c'est le plus grand des deux qui devra avoir le cerveau

le plus volumineux. Ces deux cerveaux ayant à peu près la même forme, leurs volumes seront proportionnels aux cubes de leurs diamètres, suivant la loi des solides semblables. Par exemple, si les diamètres sont entre eux comme *un* est à *deux*, les volumes seront entre eux comme *un* est à *huit*. Quel sera maintenant le rapport des surfaces ? On sait qu'elles sont entre elles comme les *carrés* des diamètres, par conséquent leur rapport ne sera pas *un* à *huit*, mais seulement *un* à *quatre*. La surface cérébrale, dans ce cas, s'est donc accrue deux fois moins que le volume cérébral, et le plus grand des deux cerveaux se trouvera par là très inférieur au plus petit, à moins que le plissement de sa couche corticale ne vienne compenser cette cause d'infériorité. En d'autres termes, *un cerveau qui grandit doit se plisser sous peine de déchoir* ».

Ce que l'on a appelé par la suite *loi* de Baillarger peut donc s'énoncer ainsi : la marche du développement cérébral échappe en partie aux règles de la similitude des solides, du fait que la surface du cerveau doit, dans une famille donnée, maintenir à peu près constant son rapport avec le volume, sous peine d'entraîner un désavantage pour les animaux de grande taille par rapport aux petits et, dans la croissance individuelle des premiers, pour les adultes par rapport aux jeunes ; en vertu de cette nécessité, l'écorce cérébrale augmente plus que selon le carré de ses diamètres, en se couvrant de plissements.

Avant d'aller plus avant, précisons la portée de la loi dite de Baillarger. Lorsque l'on parle de similitude à propos des surfaces cérébrales ou des volumes cérébraux, il est clair que l'expression n'outrepasse guère la valeur d'une image. Le neopallium d'un fœtus humain de cinq à six mois, encore moins celui d'un Mammifère inférieur au terme de sa croissance, ne revêt pas une forme *géométriquement* semblable à celle du neopallium de l'Homme adulte. Le néopallium de ce dernier est bien connu pour posséder au contraire entre ses diamètres des rapports qui lui appartiennent en propre. Ainsi les éléments en question ne sont pas rigoureusement comparables. Il n'empêche que la remarque de Baillarger fournit une base précieuse aux investigations de mécanomorphose cérébrale. Elle souligne la faculté remarquable, maintes fois contrôlée par la suite et calculée même par certains auteurs, qu'offre le cortex de s'agrandir notablement plus que la surface de la majorité des organes [1]. Je dis la majorité parce que l'organisme fournit plusieurs

1. Il convient de citer à cet égard les recherches de G. Leboucq (1929) sur la croissance du cerveau humain, d'après lesquelles le rapport de la surface de l'hémisphère à la surface d'une sphère de même volume est voisin de 1 chez le fœtus de 4 mois ; il s'élève par la suite pour se stabiliser aux environs de 2,75 chez l'adulte. De l'ensemble de ses observations sur l'Homme, l'auteur pense même pouvoir conclure que « la surface du pallium croît suivant une proportion qui se rapproche beaucoup de celle qui suit le volume ».

exemples de surfaces qui tendent à se déployer au maximum dans le minimum d'espace. Ce sont habituellement des surfaces d'organes creux. La rétine dispose ses éléments suivant une portion de sphère ; la membrane basilaire de l'organe de Corti dessine une spirale de près de trois tours ; la muqueuse intestinale pousse des expansions ou villosités, dans la lumière de l'intestin. Le cerveau emprunte un procédé conforme à son organisation hétérogène : il plisse irrégulièrement sa surface. Il ne pourrait en être autrement, semble-t-il, que si le cortex s'épaississait au lieu de s'étaler, mais C. U. Ariens Kappers a montré (1913) sur la série des Mammifères que l'épaisseur n'est nullement en rapport avec la taille corporelle.

On se demande naturellement quelles circonstances particulières conduisent le cortex cérébral à un taux de croissance exceptionnel. Je pense qu'il faut les rechercher dans le mode de connexion de ses cellules et de ses fibres. En premier lieu existent à l'intérieur de chaque hémisphère plusieurs faisceaux d'association qui unissent les différents points du cortex. Les plus fournis et les plus longs sont les faisceaux longitudinaux supérieur et inférieur, le cingulum, le tapetum ; d'autres formations moins importantes, les fibres arciformes, unissent profondément les lèvres d'une même anfractuosité ; un faisceau unciforme joint le pôle frontal au pôle temporal et un faisceau droit parcourt verticalement le lobe occipital. En outre les deux hémisphères sont réunis par un volumineux système de fibres commissurales, jetées en pont de l'un à l'autre et qui constituent le corps calleux.

Les deux ensembles de fibres associatives et commissurales se surajoutent partout aux fibres de projection, traversent en tous sens la substance blanche du cerveau, ou centre ovale, sans entrer en connexion directe avec les centres sous-jacents. Etant présentes dans la substance grise par une de leurs extrémités au moins [1], elles conditionnent au premier chef son énorme degré d'extension.

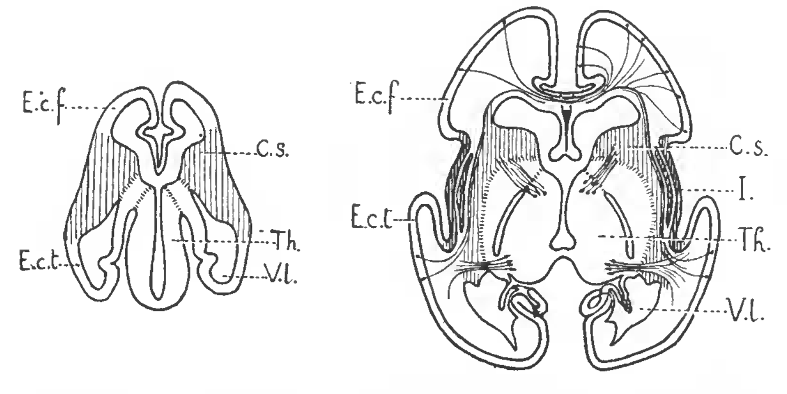
Un second facteur entre en ligne de compte, la myélinisation, processus relativement tardif au cours de l'ontogénie. Il double ou triple le diamètre des fibres du centre ovale — alors que par définition il affecte beaucoup moins les relais des noyaux gris centraux. La surface corticale s'adapte nécessairement aux modifications de volume qui en résultent.

Ces deux facteurs se retrouveraient, modifiés, au niveau du cervelet. Ils sont absents dans les autres organes. Le foie, par exemple, résulte de l'assemblage d'unités anatomiques, ou lobules hépatiques, équivalentes et indépendantes ; le parenchyme pulmonaire se subdivise de la même façon en lobules ; la conformation des glandes

1. Les fibres d'association propres à chaque hémisphères ont leurs deux extrémités comprises dans la corticalité.

exocrines procède d'un mode identique. Le cerveau montre une organisation entièrement à part, le point capital étant, pour le présent exposé, que tous les éléments du centre ovale se trouvent figurés dans la corticalité, soit par un corps cellulaire, soit par une extrémité, ou les deux extrémités, d'un axone.

Nous retiendrons donc que l'existence des systèmes d'association et en second lieu l'augmentation du diamètre des fibres par le moyen de la myélinisation contribuent grandement à expliquer l'accroissement étonnant de la surface du cerveau. Mais ces deux ordres de faits relatifs à la structure et à la croissance en entraînent inévitablement un troisième : au cours du développement cérébral, le cortex



Coupes horizontales du cerveau humain à deux périodes assez espacées de son développement, pour montrer, à ses débuts, l'accroissement de l'écorce frontale et de l'écorce temporale par rapport à l'insula. C. s., corps strié ; E. c. f., écorce cérébrale frontale ; E. c. t., écorce cérébrale temporale ; I, insula ; Th., thalamus ; V. l., ventricule latéral. D'après Déjerine.

ne peut se maintenir toujours à la même distance des noyaux gris centraux, dont la surface augmente seulement comme le carré de leurs dimensions : *il est dans la nécessité de s'en éloigner progressivement* sous la poussée du centre ovale, dont la croissance conditionne la sienne. Le contrôle ontogénique de ce corollaire est aisé dans l'espèce humaine, dont tous les stades sont bien connus par des coupes horizontales et vertico-transversales ; nous en avons figuré deux ci-contre, empruntés à un auteur classique. La phylogénie est aussi riche d'enseignements. Non seulement elle confirme les données de l'ontogénie, mais encore, dans certains groupes, elle permet d'évaluer l'importance jouée par les systèmes d'association : c'est ainsi que chez les Monotrèmes, Mammifères encore dépourvus de corps calleux, le neopallium est soutenu par un centre ovale extrêmement mince ; au contraire l'épaisseur du rhinencéphale,

qui est considérable, va de pair avec des fibres commissurales rhinencéphaliques extrêmement développées.

Analysons maintenant ce phénomène déduit de la loi de Baillarger et vérifiable anatomiquement : l'éloignement de l'écorce. A la face interne de l'hémisphère, l'écorce s'adosse précocément dans le développement ontogénique, à celle du côté opposé par l'intermédiaire de la faux du cerveau ; elle voit très vite limitée son extension dans ce sens ; en revanche, elle se déprime tout autour de la masse des noyaux gris centraux pour former la *fissura hippocampi* qui vient faire saillie dans la cavité de la vésicule télencéphalique, spécialement dans la région temporale où elle forme la corne d'Ammon. De nombreuses branches radiaires se détachent de la *fissura hippocampi* ; elles sont destinées à disparaître, à l'exception d'une des plus postérieures, qui suit l'axe du prolongement occipital du ventricule latéral et donnera la fosse striée.

Toutefois, c'est principalement à la face externe de l'hémisphère que l'écorce s'étend et porte les circonvolutions. Elle peut s'écarter des noyaux gris centraux d'une façon harmonieuse ou être retenue par un obstacle en un point quelconque au cours de ce mouvement. Lorsque la première condition prévaut, le cerveau prend une forme généralement globuleuse et un aspect lisse, au moins dans un premier temps ainsi qu'on l'observe chez les fœtus jeunes de tous les Mammifères. Puis, tout en conservant une allure plus ou moins arrondie, il se creuse d'un système d'anfractuosités concentriques, axées sur une incisure radiaire ou *pseudosylvia* ; ce stade est représenté, avec de nombreuses variantes, chez les Félidés adultes et les Canidés adultes. Mais au-delà d'un certain degré d'extension ontogénique ou phylogénique, on constate que l'écorce insulaire ne suit plus le rythme de croissance des territoires qui l'entourent. On sait que le cortex de l'insula offre une pauvreté remarquable en fibres commissurales et en fibres de projection [1], l'absence de la strie externe de Baillarger et la réduction extrême de la trie interne de Baillarger [2]. Ses particularités structurales occasionnent à son niveau un retard relatif dans le développement, de sorte qu'elle reste pratiquement fixée à la masse des noyaux gris à la manière d'une « cicatrice adhérente » selon l'expression de Nageotte. Il s'ensuit que les régions voisines la débordent peu à peu (Ursidés, Hyaenidés) et finissent par la recouvrir entièrement (Primates). Le plus fréquemment, l'operculisation de l'insula est assurée par la poussée convergente de deux languettes, l'une fronto-pariétale se déplaçant en bas et en arrière, l'autre temporale dirigée en sens inverse. Les

1. Les rares fibres de projection qu'elle possède se rendent au pédoncule inféro-interne du thalamus.

2. Les deux stries de Baillarger sont constituées par des branches collatérales des fibres de projection.

Ongulés cependant, qui ont un cerveau allongé, offrent une operculisation un peu spéciale ; nous schématiserons les faits en disant que chez eux deux languettes masquent l'insula en descendant verticalement au-devant d'elle, de part et d'autre du complexe sylvien.

*
* *

En somme, l'operculisation de l'insula constitue un processus de croissance dont la mise en œuvre est indépendante de la contre-pression, souvent exagérée autrefois, qu'exerce sur le cerveau la voûte crânienne. Le facteur qui la déclenche se réduit à une inégalité d'accroissement. Et cette inégalité modifie l'arrangement et la direction de nombreuses anfractuosités de la face externe de l'hémisphère ; les unes disparaissent dans la profondeur, avec l'insula ; d'autres se trouvent entraînées en bas et en arrière avec l'opercule fronto-pariétal ; d'autres encore s'ordonnent autour du point de jonction des deux opercules.

On a en définitive un enchaînement de faits qui peut se résumer de la façon suivante :

— au cours de sa croissance, le cerveau fait exception aux lois de la similitude des solides : sa surface, ou cortex cérébral, ne se développe pas suivant le carré de ses dimensions, mais nettement davantage, comme si elle devait, par son étendue, refléter les variations de volume du centre ovale.

— en raison de son extension énorme, le cortex tend à s'éloigner progressivement des noyaux gris centraux. Ce phénomène est un corollaire important de la loi de Baillarger, car c'est lui qui amorce l'operculisation du lobe de l'insula, telle qu'elle s'annonce chez les Ursidés et les Hyaenidés par exemple, où qu'elle se réalise entièrement dans l'ontogénie des Primates.

Laboratoire d'Anatomie Comparée du Muséum.

INDICATIONS BIBLIOGRAPHIQUES

ANTHONY (R.), 1928. Anatomie comparée du cerveau, 359 p., 234 fig., Paris, Doin, édit.

ARIENS KAPPERS (C. U.), 1913. Cerebral localization and the significance of sulci. XVIIIth international Congress of Medicine, London, sect. I, Anatomy and Embryology, 273-392, 9 fig.

BAILLARGER, 1845 *a*. De l'étendue de la surface du cerveau et de ses rapports avec l'intelligence. *Bull. Acad. Méd. Paris* (15 avril), X, n° 9, 558.

— 1845 *b*. De l'étendue de la surface du cerveau et de ses rapports avec l'intelligence. *Gaz. des Hôp.* (17 avril).

— 1861. Discussion sur le volume et la forme du cerveau. *Bull. Soc. Anthr. Paris*, II, nº 2, 205-7.

— 1872. Recherches sur l'anatomie, la physiologie et la pathologie du système nerveux. Paris.

Clark (W. E. Le Gros). Deformation pattern in the cerebral cortex, in *Essays on Growth and Form* presented to d'Arcy Wentworth Thompson, 1-22, 8 fig., 1 pl. h. t.

Dejerine (J.), 1895. Anatomie des Centres nerveux. Tome I, 816 p., 401 fig. Rueff, Paris, édit.

Leboucq (G.), 1929. Le rapport entre le poids et la surface de l'hémisphère chez l'Homme et les Singes. *Mém. Acad. Roy. Belg.* (Sc.), 2e s., X, 1-57.

Petronievics (B.), 1932. Aperçu historique sur les homologies de l'Insula des Mammifères. *Arch. Mus. nat. Hist. nat.*, série 5, VIII, 1-59, 45 fig.